DOI:10.11931/guihaia.gxzw201805050

植物生态化学计量内稳性特征

张婷婷[1,2]，刘文耀[1*]，黄俊彪[1,2]，胡涛[1,2]，汤丹丹[1,2]，陈泉[1,2]

（1. 中国科学院西双版纳热带植物园，昆明 650223；2. 中国科学院大学，北京 100049）

摘要：化学计量内稳性是生态化学计量学研究的核心概念之一，它指生物在面对外界变化的时候保持自身化学组成相对稳定的能力，其反映了生物对周围环境变化作出的生理和生化响应与适应。根据土壤和植物的 N、P 等元素含量的测定，可估算出植物的内稳性指数（*H*）。通常植物的化学计量内稳性要弱于动物，且内稳性变化幅度较大。化学计量内稳性是维持生态系统结构、功能和稳定性的重要机制，内稳性高的物种具有较高的优势度和生物量稳定性，内稳性高的生态系统则具有较高的生产力和稳定性，因此，内稳性被认为是衡量物种竞争力的一个重要指标。通过研究植物生态化学计量内稳性，有助于深入了解植物对环境的适应策略和生态适应性，以及植物化学计量内稳性与生态系统功能的关系。但是目前关于植物生态化学计量内稳性的研究较少。已有的研究表明：不同物种或功能群由于其生长策略不同而具有不同的生态化学计量内稳性特征；同一物种的不同器官、不同生长阶段以及不同元素的内稳性存在较大的差异。该文对植物生态化学计量内稳性概念、内稳性指数 *H* 的测算方法，不同植物物种或功能群、不同器官、不同生长阶段内稳性特征，以及植物内稳性与生态系统结构、功能和稳定性的关系等方面进行了综述，结合现已开展的工作，对有待进一步拓展的相关植物生态化学计量内稳性研究领域进行了展望，以期为促进国内相关研究工作的开展提供参考。

关键词：生态化学计量学，内稳性，植物，生态系统稳定性

中图分类号：Q948　　　　　**文献标识码**： **A**

Characteristics of plant ecological stoichiometry homeostasis

ZHANG Tingting[1,2], LIU Wenyao[1*], HUANG Junbiao[1,2],
HU Tao[1,2], TANG Dandan[1,2], CHEN Quan[1,2]

（1. *Key Laboratory of Tropical Forest Ecology*，*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650223, China*; 2. University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract：Stoichiometric homeostasis is one of the core concepts of ecological stoichiometry. It refers to the ability of an organism to maintain a given elemental composition in the body despite variation in the elemental composition of its environment or diet. It reflects the net outcome of many underlying physiological and biochemical adjustments as organisms respond to their surroundings. The homeostatic index (*H*) of plant can be estimated by measuring the nitrogen and phosphorus contents and N:P ratio in plant and soil. In general, the homeostasis of plants is weaker than that of animals, with a larger variety of homeostasis. Stoichiometric homeostasis is an important mechanism in maintaining ecosystem structure, function, and stability. The homoeostatic species tend to have high and stable biomass; and ecosystems dominated by more homoeostatic species have higher productivity and greater stability. Therefore, the homeostasis is considered to be an important index to measure species competitiveness. Studies of stoichiometric homeostasis of plant will help us to understand the adaptation strategies and ecological adaptability of plants to the environment, as well as the

---

基金项目：国家自然基金项目（41471050，31770496）；中科院生物多样性保护策略项目(ZSSD-016)；中科院“135 项目”(2017XTBG-T01)　[Supported by National Natural Science Foundation of China (41471050, 31770496); Biodiversity Conservation Strategy Program of Chinese Academy of Sciences (ZSSD-016); the “CAS 135 Program” (2017XTBG-T01)]

作者简介：张婷婷（1995-），女，河南开封人，硕士研究生，主要从事植物生态化学计量学研究，(E-mail) zhangtingting@xtbg.ac.cn

***通信作者**：刘文耀，博士，研究员，主要从事恢复生态学研究，(E-mail)liuwy@xtbg.ac.cn

relationship between plant ecological stoichiometry homeostasis and ecosystem functions. However, there are few studies on the internal stability of plant ecological stoichiometry. Previous research showed that the stoichiometric homeostasis characteristics of different plant species or functional groups were different. There were differences in stoichiometric homeostasis among different growth stages, different organs of the same species, as well as different nutrient elements. This paper reviews the concept of stoichiometric homeostasis, the estimation of plant homeostatic index (*H*), the stoichiometric homeostasis characteristics of different plant species or functional groups, different organs and growth stages and different elements, as well as linking plant stoichiometric homoeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. Based on the obtained achievements and the current study, we put forward some perspectives of plant stoichiometric homoeostasis for future research to be conducted with an aim to promote this discipline of research in China.

Key words：ecological stoichiometry, homeostasis, plant, ecosystem stability

生态化学计量学是一门研究生态交互过程中能量以及多种化学元素平衡的学科 (Elser, 2000)。它不仅将生物学、生态学、化学、物理学、化学计量学等不同学科的基本原理结合起来，还涵盖了热力学第一定律、生物进化的自然选择原理和分子生物学中心法则理论，从而使生物学科从分子、细胞、有机体、种群、群落、生态系统等不同尺度的研究理论都能够有机地统一起来 (曾德慧，2005；王绍强和于贵瑞，2008；贺金生和韩兴国，2010)。生物体是由化学元素组成的，生态系统中不同生物体的交互作用都涉及化学元素的重组。生物体的 C、N、P 化学计量特征与其自身的稳定性、群落结构、生态系统的稳定性以及生物地球化学循环密切相关 (Loladze et al, 2000; Sterner & Hessen, 1994; Elser et al, 2009)。

生物有机体元素组成的内稳性理论是生态化学计量学的核心概念之一 (Persson et al, 2010)，其强弱与物种的生态策略和适应性有关 (Jeyasingh et al, 2009)。从国内外研究来看，化学计量内稳性研究属于一个新兴的领域，研究成果也非常有限，化学计量内稳性是生态学研究中一个被低估的焦点(Giordano, 2013)。生物化学计量内稳性研究的对象由最初的真菌和细菌(Levi & Cowling, 1969; Goldman et al, 1987)发展到藻类、浮游动物和草本植物(Rhee, 1978; Andersen & Hessen, 1991; Güsewell et al, 2005)。由于高等植物体内元素的内稳性和化学计量特征复杂，对高等植物的研究甚少(Cernusak et al, 2009; Matzek & Vitousek, 2009; Yu et al, 2010; 蒋利玲等，2017)。早期的化学计量学理论认为：细菌和多细胞动物的化学计量具有绝对的内稳性，而光合自养生物 (蓝细菌、藻类、植物)的内稳性非常弱 (Elser et al, 2010)。总体上，从早期的原核生物到后期的原核生物，再到单细胞真核生物和多细胞真核生物，内稳性可能是逐渐增强的 (Williams & DaSilva, 1996)，藻类和真菌的内稳性低于低等植物，低等植物低于高等植物，植物低于动物 (Sterner & Elser, 2002)。另一方面，不同元素的内稳性也不相同，大量元素的内稳性高于微量元素，微量元素高于非必要元素 (Karimi & Folt, 2006)。植物生态化学计量内稳性受养分供应状况 (严正兵等，2013)、光强以及施肥 (Sterner & Elser, 2002; Limpens & Berendse, 2004)、植物器官、生长发育阶段和元素 (Yu et al, 2011）的影响。

生态化学计量内稳性能够较好地反映生物对环境变化的生理和生化的适应 (Hessen et al, 2004; Elser et al, 2010)，其内稳性的强弱与物种的生态策略和适应性有关 (Yu et al, 2011)。生态化学计量内稳性调节作用反映了植物的生理和生化分配作用对其外部环境的响应，并通过根系对 N、P 等元素的吸收与释放完成这种调节作用 (Güsewell, 2004)。N 元素对植物生长的最重要影响包括调节器官的数量和大小以及平衡营养和生殖生长，P 元素主要影响叶片的形成及其形状，调控植物开花和种子的形成 (Plénet et al, 2000; Marschner, 2012)。在内蒙古羊草草原，生态化学计量内稳性高的物种具有较高的优势度和稳定性 (Yu et al, 2010)，但环境条件 (如氮肥添加) 可能会改变生态化学计量内稳性与生态系统特性的关系 (Bai et al,

2010)。由于不同的生态系统类型、不同植物群落类型之间存在巨大差异，生态化学计量内稳性在一些特殊的生态系统和群落，如湿地生态系统、林冠附生生物群落等中的特征亟待研究。

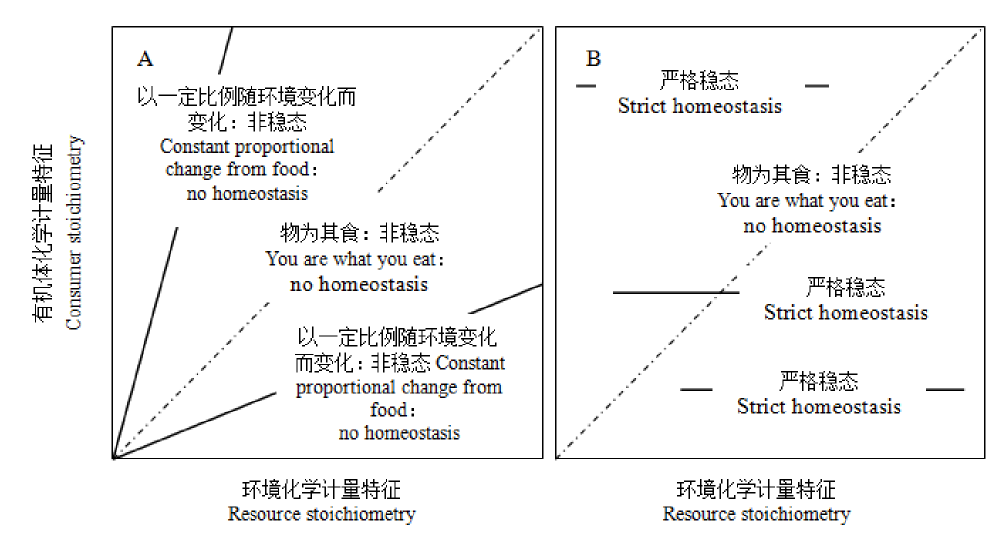
虽然国内外有关植物生态化学计量内稳性研究还不多，但生态化学计量内稳性的生态学和进化学意义已得到学者们的高度重视 (Sterner & Elser, 2002; Elser et al, 2010; Yu et al, 2010, 2011; 曾冬萍等，2013；蒋利玲等，2017)。有关研究表明：物种水平的内稳性与物种优势度和稳定性正相关，而且在多数情况下，群落水平的内稳性与生态系统功能以及稳定性也正相关 (Yu et al, 2015)。内稳性可作为衡量物种竞争力的重要指标 (蒋利玲等，2017)。因此，该文综述国内外关于植物生态化学计量内稳性的研究现状，同时归纳和总结相应的机理，以期为更好地认识植物生态化学计量内稳性在生态系统结构、功能和稳定性维持方面的作用，进而为国内深入开展生态化学计量学研究提供理论基础和参考。

1.生态化学计量内稳性的概念及原理

内稳性理论即是指生物在面对外界环境中元素可利用性变化的时候保持自身化学计量特征的相对稳定 (Sterner & Elser, 2002)。在生物长期的进化过程中，生物有机体通过动态平衡维持其自身化学组成的相对稳定，使生物有机体内部环境的变化保持在较小的范围，生物有机体内形成一定的内稳态机制 (Sterner & Elser, 2002; Zhang, 2003)，这种由生物在长期进化过程中为适应外界环境变化而形成的维持自身化学组成相对稳定的能力就叫作生态化学计量内稳性(简称内稳性) (Kooijman, 1995; 蒋利玲等，2017)。有机体化学元素组成的动态平衡原理是生态化学计量学理论成立的理论基础。生物学中的动态平衡就要使有机体内部的养分平衡、pH 值等不随外部环境的变化而剧烈变化，从而使整个有机体基本保持稳定，故动态平衡被认为是生命的本质特征 (曾德慧和陈广生，2005)。在生态化学计量学中，有机体元素的动态平衡是指有机体中元素组成与它们周围环境、可利用的资源和养分元素供应保持相对稳定的一种状态，动态平衡是生态化学计量学存在的理论基础 (Sterner & Elser, 2002)。

植物的生态化学计量内稳性特征是植物在长期的进化过程中对环境适应的结果，面对环境变化时，植物通过生化、生理与生态过程来维持其自身元素特征的稳定 (Sterner & Elser, 2002; 蒋利玲等，2014)。当某种元素限制植物的生长时，植物可通过多种生理生化机制改变该元素的可利用性以及利用效率，从而维持机体的养分含量以及相关性状的稳定 (Hessen et al, 2004)。元素的吸收不仅受植物体内此种元素的贮存量调控，也受其它元素含量的影响，如，当细胞中 C、N 含量较高或 P 含量较低时植物均会减少对 NO_3^-的吸收 (Chapin 1991; Grossman & Takahashi, 2001; Frost et al, 2005)。C、N、P 是主要的生命元素，也是生物体组成的重要基础，因此，生态化学计量学中的内稳性特征主要是指 C、N、P 等元素含量以及比例关系的稳定 (Tang & Dam, 1999; Sterner & Elser, 2002; 苏强，2012)。

生物有机体由多种不同的化合物组成，每种化合物有其特有的元素组成和比例。此外，有机体内也含有大量自由离子，植物以离子形式吸收营养元素，因此，有机体的元素组成及比例关系受环境中元素组成的影响。如果生物有机体中元素含量及比例关系的变化与外界环境中的元素含量及比例变化完全一致，则有机体为非稳态。此时有机体与外界环境中的化学计量特征为正相关关系，斜率为 1 (图 1A)。如果有机体的化学计量特征与环境资源的化学计量特征无关，则两者的化学计量关系曲线的斜率为 0 (图 1B)，有机体为绝对的内稳态。生物有机体元素含量的变化具有一定范围，绝对非稳态与绝对稳态的生物均不存在 (苏强，2012)。



注：横坐标表示外界环境资源的化学计量特征，如 P%、N%或 N：P 等，纵坐标表示生物有机体的化学计量特征。图 1A 中的虚线表示生物有机体的化学计量特征的完全随外界变化而变化，两条实线表示生物有机体的化学计量特征受到环境的持续影响；图 1B 中的实线表示有机体的化学计量特征与外界环境无关，表现为绝对内稳态。

Note: The abscissa indicates the stoichiometric characteristics of external environmental resources, such as P%, N%, or N:P, and the ordinate indicates the stoichiometric characteristics of organisms. The dashed line in Fig.1A shows that the stoichiometric characteristics of organisms completely change with the external environment, and the two solid lines indicate that the stoichiometric characteristics of organisms are continuously affected by the environment; the solid line in Fig.1B represents the stoichiometric characteristics of organisms are not related to external environmental, showing strict homeostasis.

图 1 环境中元素含量与有机体中元素含量的关系

Fig.1 Relationship between elemental concentrations in environment and organisms (Sterner & Elser, 2002)

生态化学计量内稳性是一个可以定量计算的参数，Sterner & Elser (2002) 提出了生物生态化学计量内稳性模型，将有机体的化学计量特征与环境化学计量特征的关系表示为：

$$\frac{\mathrm{d}y}{y} = \frac{1}{H}\frac{\mathrm{d}x}{x}$$

式中，x 指环境中营养物质的供应量，y 指有机体中的元素含量，x 和 y 为浓度百分比或元素含量的配比，如 P%、N%或 N：P 等。将该公式以指数形式表示，可得：

$$y = cx^{\frac{1}{H}}$$

式中，c 为常数。对公式两边进行对数转换，x 和 y 的关系则可以表示为：

$$\log_{10} y = \log_{10} c + \frac{1}{H}\log_{10} x$$

即，内稳性指数 H 可以表示为：

$$H = \frac{\log_{10} x}{\log_{10} y - \log_{10} c}$$

在此模型中，H＞1 可视为具有维持内稳态的能力 (Sterner & Elser, 2002)。为方便统计，多用 1/H (0＜1/H＜1)来衡量内稳性的强弱 (Hood & Sterner, 2010)。Persson et al (2010)将 1/H 划分为四个类型为 0＜1/H＜0.25：内稳态；0.25＜1/H＜0.5：弱内稳态；0.5＜1/H＜0.75：弱敏感型；1/H＞0.75：敏感型。但在维管植物内稳性的研究中，一些学者直接测算 H 值来表征内稳性的大小 (Yu et al, 2010, 2011, 2015; Li et al, 2016)。Yu et al (2010)认为，生态化学计量内稳性指数 H 可预测有机体的多种内在特性，如，有机体对非生物因素的生理调节能力。

尽管化学计量内稳性指数对预测物种在种群动态、食物网和养分循环中的角色有着重要作用。但是，无论在生理上还是统计上，对参数 1/H 的运用与解读都需要谨慎，因为 1/H 和消费者化学计量内稳性调节程度之间不是线性关系而是指数关系，将 1/H 分为几个类别来衡量化学计量内稳性可能过于简单 (Persson et al, 2010)。当环境中化学计量特征变化很大，而消费者化学计量受到强烈限制以及消费者化学计量独立于环境而变化很大时，内稳性指数不能准确的反映消费者的内稳性。此外，一些学者通过野外试验研究，测算出有机体的化学计量内稳性指数为负值 (Persson et al, 2010; Xing et al, 2015)，这些学者一般都以内稳性指数 H 的绝对值来表征生物的化学计量内稳性之强弱。

2.植物生态化学计量内稳性特征

稳态性是生物有机体的本质特征，包括 pH 值、水分等参数的稳定性，生态化学计量内稳性主要指元素组成及比例的稳态性特征。植物元素组成的稳定性主要受其基本的生理过程调节，如，养分的吸收、同化、利用等 (Sterner & Elser, 2002)。由于不同生长阶段对养分的需求不同，植物的内稳性指数随着生长阶段变化而具有较大的变化。内稳性指数不仅可以反应植物的稳定性特征以及对环境的适应策略，同时优势种的内稳性强度也是反映生态系统稳定性以及生产力的重要参数 (Yu et al, 2010)。内稳性较强的植物的养分利用方式较为保守，在贫瘠的环境中也能维持机体的缓慢生长；而稳定性较弱的植物的适应性更强 (Persson et al, 2010)。因此，内稳性强的植物可能更适应于稳定的环境，而内稳性指数较低的植物在多变的环境中更有优势。化学计量内稳性指数 H 是生态化学计量学的重要参数之一，但关于植物生态化学计量内稳态指数 H 的定量数据仍不多 (曾冬萍等，2013)。从目前有限的文献来分析，生态化学计量内稳性指数的大小或强弱在不同植物种类或不同植物功能群、不同生长阶段、不同器官或组织中存在较大的差异，因此，我们从这几个方面对植物生态化学计量内稳性特征进行简要综述：

2.1 不同物种和功能群的化学计量内稳性特征

不同物种或功能群落对化学元素的吸收、运输、分配、利用和释放过程存在显著差异 (严正兵等，2013；Sistla et al, 2015)。不同植物种类或功能群对环境的生态适应策略也有所不同 (Güsewell, 2004)，它们通过生理生态过程调整其自身的化学元素的含量和比例关系来适应环境，因此，不同种类或功能群的植物可能具有不同的化学计量内稳性特征 (表 1)。Persson et al (2010)对 20 种藻类的研究发现：有些物种的化学计量表现为严格的内稳态，而有些物种的稳态性较弱。Yu et al (2010)通过对内蒙古草原 12 个物种的野外 N、P 添加实验结果表明：植物的内稳性指数与其优势度高低呈正相关关系，即优势种的内稳性指数高于其他物种，他们认为内稳性指数高的物种对养分的利用方式可能更加保守，从而更容易适应草原生态系统贫瘠的环境而成为优势种。在 P 添加条件下，亚高寒草甸禾本科植物生物量和 P 的内稳性指数均高于豆科、莎草科以及杂类草的其他物种，这可能与禾本科植物具有发达的根系，能够较快的吸收添加的养分有关，而且较高的 P 内稳性对禾草科的竞争力也有很大影响 (张仁懿等，2015)。在水域生态系统中，大型植物群落的元素变化范围比藻类植物小，即大型植物的化学计量内稳性高于藻类植物 (Cross et al, 2005; Demars & Edwards 2007; Tsoi et al, 2011; Feijoó et al, 2014)。灌木和苔藓植物在施肥试验中表现出不同的化学计量内稳性特征，苔藓

植物 N 元素的内稳性较灌木弱，而 P 元素的内稳性较灌木植物强 (Wang et al, 2016)。罗艳(2017)对绿洲农田生态系统中的作物的研究发现：小麦、玉米、棉花的内稳性指数随着其植株生长发育的变化趋势存在显著差异。豆科灌木对环境中 N 元素的依赖性低，豆科灌木中 N 含量和 N:P 高于非豆科灌木，与豆科灌木相比，非豆科灌木中 N 含量与土壤 N 含量的相关性更强，表明豆科灌木比非豆科灌木具有更高的 N 内稳性 (Guo et al, 2017)。入侵植物内稳性高于本土植物，其较高的内稳性可能是入侵成功的一个原因 (蒋利玲等，2014；蒋利玲等，2017)。

表 1 不同物种或功能群生态化学计量的内稳性指数

Table 1 Ecological stoichiometric homeostasis values of different species and functional groups

类型 Type	化学元素计量内稳性指数 Stoichiometric homeostasis values (*H*)			文献 References
	N	P	N：P	
水蚤 Daphnia	—	4～40	—	（DeMott & Pape, 2005; Yu et al, 2011）
灌木植物 Shrub	2.04～3.45	—	1.3～2.33	（Guo et al, 2017）
荒漠植物 Desert plant	—	—	2.52	（张珂等，2017）
中国草地植物 Chinese herb	3.54～7.68	3.87～5.60	3.15～10.29	（Yu et al, 2011）
美国草地植物 American herb	—	—	4.30～9.60	（Dijkstra et al, 2012）
苔原维管植物 Tundra vascular plant	2.70～7.10	1.60～2.90	2.30～5.40	（Gu et al, 2017）
湿地植物 Wetland plant	1.40～2.02	3.30～5.24	3.52～4.03	（蒋利玲等，2014）
水生植物 Aquatic plant	敏感型 Plastic	敏感型 Plastic	弱稳态 Weakly homeostatic	（Xing et al, 2015, 2016）
蕨类植物 Fern	6.40～12.10	3.90～11.40	—	（陈奶寿等，2016）
苔藓植物 Moss	1.40	2.40	—	（Wang et al, 2016）
绿藻 Chlorophyte	—	—	1.00	（Rhee, 1978; Sterner & Elser, 2002）
常绿林幼苗 Eevergreen forest seedling	弱稳态 Weakly homeostatic	—	—	（石贤萌等，2015）
亚热带森林 Subtropical forest	弱稳态 Weakly homeostatic	弱稳态 Weakly homeostatic	—	（Yan et al, 2015）
拟南芥 *Arabidopsis*	2.33～5.62	1.94～4.58	1.36～5.04	（Yan et al, 2016）

thaliana				
翅碱蓬 *Suaeda heteroptera*	—	0.75	0.79	（陶韦等，2017）
小麦 *Triticum aestivum*	1.18～6.90	4.89-15.47	1.38～4.43	（罗艳等，2017）
玉米 *Zea mays*	2.40～5.95	1.74～7.87	3.75～5.94	（罗艳等，2017）
棉花 *Anemone vitifolia*	3.58～13.91	6.19～22.58	5.10～20.35	（罗艳等，2017）
苋菜 *Amaranthus ascendens*	3.00～4.80	2.20～7.10	—	（Peng et al, 2016）
禾草 Grass	—	—	3.50	（Ryser & Lambers, 1995; Elser et al, 2010）
白山薹草 *Carex curta*	—	—	2.50～2.90	（Güsewell, 2004）

2.2 植物不同生长阶段的化学计量内稳性特征

植物的生态化学计量内稳性随着植物的生长发育进程而发生一定的变化，不同物种的内稳性可能由于其生长策略不同而具有不同的变化趋势；而且由于植物不同器官行使的功能不同，同一物种不同器官的内稳性变化趋势也存在一定差异。Yu et al (2011)对羊草、灰绿藜、糙隐子草三种草本植物的研究表明：叶片中 N、P 元素的内稳性指数 H_N、H_P 和 N:P 比的内稳性指数 $H_{N:P}$ 均随着生长季节的延长而增大，即叶片的内稳性指数与生长阶段呈正比例关系，由此说明随着植物调控系统的逐渐发育成熟，它们对环境中养分含量变化的响应逐渐变弱。由于不同元素在植物内部的作用不同，N、P 等不同元素随着植物的生长发育呈现不同的变化趋势 (Peng et al, 2016)。在湿地生态系统中，不同物种器官的内稳性指数在不同生长发育阶段有所不同，随着植物生长发育，互花米草根的 H_N、H_P、$H_{N:P}$、芦苇的根和茎的 H_P、$H_{N:P}$ 和短叶茳芏根的 $H_{N:P}$ 下降，而互米草茎和叶的 H_P、$H_{N:P}$、芦苇叶的内稳性指数 H_P、$H_{N:P}$ 和短叶茳芏茎的内稳性指数 $H_{N:P}$ 则呈现出增加趋势，这反映了在养分受限的环境中植物对其生长过程中地上与地下器官养分分配的权衡，也是其对环境长期适应的结果 (蒋利玲等，2014)。Peng et al (2016)通过对苋菜不同生长阶段的 N、P 元素的内稳性指数的研究发现，苋菜幼苗期、开花期、种子灌浆期叶片的 H_N 分别为 4.76、3.03、4.35，H_p 在幼苗期为 2.17，在开花期达到最大，为 7.14，他们认为 N 元素调控植物器官的形成，苋菜生长阶段 N 的内稳性指数高于繁殖阶段，而在繁殖阶段 P 元素内稳性指数 H_P 较高是由于植物需要稳定的 P 供给来维持其生殖生长。

2.3 植物不同器官的化学计量内稳性特征

由于植物的不同器官所行使的功能不同，同种生物的不同器官也具有不同的内稳性特征。在内蒙古草原，维管植物地下部分的内稳性指数与地上部分呈负相关关系，这反映了植物通过调整不同器官养分的分配量以不同的生长策略适应贫瘠的环境，如优势种羊草通过内稳性较低的地下部分对养分的吸收、贮存来维持地上部分较高的内稳性，从而使植物能够稳定生长 (Yu et al, 2011)。在东北退化草原，羊草根的内稳性指数 H_N、H_P 均高于叶 (Li et al, 2016)。在湿地生态系统中，互花米草、短叶茳芏根系的内稳性指数 H_N 均显著高于茎，鞘的 $H_{N:P}$ 显著高于根 (蒋利玲等，2017)。对乔木幼苗和灌木植物的研究也发现，植物叶片的化

学计量内稳性高于根 (Garrish et al, 2010; Minden & Kleyer, 2014; Schreeg et al, 2014)。根据我们对云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林中多花山矾、黄心树两种优势幼苗的化学计量特征及其对 N 沉降的研究结果表明，两种幼苗叶片的 N 内稳性均低于茎和根系，而且多花山矾幼苗茎和叶的 N 内稳性均高于黄心树，而其根的 N 内稳性低于黄心树 (图 2)，表明不同物种不同器官的化学计量内稳性存在较大差异，其中叶片对 N 的输入要比根系和茎更为敏感（石贤萌等，2015）。从上述研究结果可看出，植物的地上和地下部分化学元素内稳性的变化趋势相反，植物通过调整不同器官的养分分配和利用方式来适应环境，以满足自身生长发育的需要。

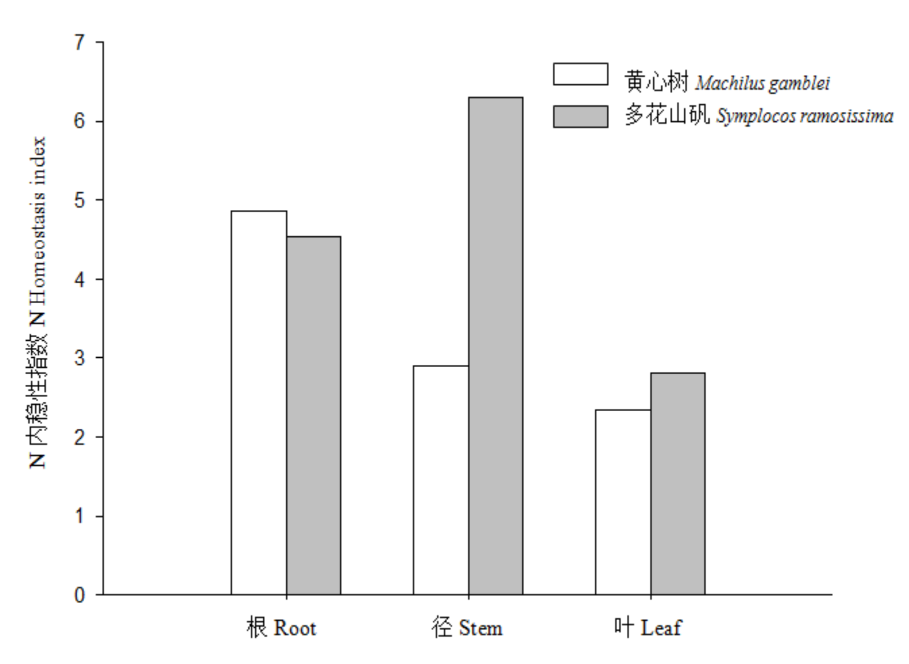


图 2　N 处理实验中两种植物幼苗不同器官 N 的内稳性

Fig.2　N homeostasis index in different organs of the two seedlings in the N addition experiment (石贤萌等，2015)

2.4 不同元素的化学计量内稳性特征

C、N、P 等是植物生长发育必需的大量元素，不同元素在植物体内发挥不同的作用，导致不同元素的含量以及内稳性特征具有一定差异。浮游生物体内含量较高的元素的内稳性要高于含量少的元素，如 N 的内稳性高于 P；微量元素的内稳性低于主要元素 (大量元素) (Karimi & Folt, 2006; Han et al, 2011)。目前，研究人员对不同类群植物内稳性的研究结果大多支持这一观点。例如：内蒙古草原维管植物地上部分和地下部分的 H_N 均高于 H_P，表明植物对其组织内部含量更高的化学元素 N 有更强的调控能力 (Yu et al, 2011)；长芒草中 C 元素含量的变异系数较小，为 3.65%，表现出较强的内稳性，而 N、P 元素含量的变异系数均大于 30%，内稳性较弱 (牛得草等，2011)；不同发育阶段烤烟中 C 元素含量的变异系数最小，内稳性最高 (杨梅等，2015)；东北退化草原优势物种羊草叶片的 H_N 大于 H_P (Li et al, 2016)；在湿地植物中，N 元素的内稳性指数高于 P 元素 (蒋利玲等，2017)。

此外，已有的研究结果表明，植物 N、P 元素的内稳性指数 (H_N、H_P)小于 $H_{N:P}$，这是因为植物组织内部 N 和 P 的变化具有协同性，即植物组织内 N 元素的累积通常伴随着 P 含量的升高 (Sterner & Elser, 2002)。相较于 H_N 和 H_P，$H_{N:P}$ 受外界环境等因素的影响较小，与植物本身的相关性更强，表明植物对其自身内稳性的调节主要体现在 N∶P 值而不是每种元素的含量上 (赵君等，2011)。因此，在判断某种植物内稳性强弱时，用 $H_{N:P}$ 表示植物的

内稳性更为接近植物维持其自身内稳态的真实能力。

3.植物生态化学计量内稳性与生态系统结构、功能和稳定性的关系

生态化学计量内稳性不仅是用来检验生物与其外界环境的关系的工具，它也可作为判断物种丰富度与生态系统结构、功能与稳定性的重要指标 (Sterner & Elser, 2002; Yu et al, 2010)。植物群落中优势种的内稳性较其它物种高，内稳性指数的大小与植物的适应策略以及对环境适应性的强弱有关。植物的养分利用策略是调控生物多样性与生态系统结构、功能以及稳定性的关键因素，优势种内稳性高的生态系统的生产力更高，表明植物的生态化学计量内稳性可能是维持生态系统的结构以及稳定性的重要机制 (Yu et al, 2010)。在草原生态系统中，N:P 比值高的物种具有较高的内稳性指数，而内稳态高的物种有更高和更稳定的生物量，由内稳性高的物种占优势的生态系统有更高的生产力和稳定性，化学计量内稳性可能是草原生态系统结构、功能和稳定性维持的重要机理 (Yu et al, 2010, 2011)。

Yu et al (2010)通过对内蒙古草原生态系统的两年野外施肥实验、27a 监测和 1200 km 的空间梯度调查的研究结果表明：在物种水平上，短期、长期和空间梯度试验中植物叶片的 H_N 均与其物种的丰富度和内稳性呈严密的正相关关系，而 H_P 则与物种丰富度、稳定性相关性较差，表明草原生态系统主要受 N 调控；在群落水平上，两年的野外施肥试验和 27a 的监测试验中群落的 H 值均与群落的稳定性、生产力呈正相关关系，而在 1200 km 的空间梯度试验中这种相关性关系仅见于草甸草原，在典型性草原和荒漠草原中群落的内稳性强弱和群落的生产力、稳定性不相关。Bai et al (2010)在内蒙古草原进行的 N 添加实验结果发现：经过 4a 的 N 添加试验，生态系统中内稳性较高的物种的生物量仍然较高。在美国 C_4 植物为优势种的草原生态系统中，经过 9a 的 N 添加，H_N 较高的物种的多度降低，H_N 较低的物种的多度增高，H_N 可以准确的预测不同物种对 N 添加的响应趋势；而在一系列模拟水分变化的气候变化实验结果表明，N 内稳性最高的物种稳定性较强，对土壤水分供应变化的响应最小，N 内稳性较低的物种则对水分变化更敏感，H_N 和物种的优势度之间的正相关关系未受水分变化的影响 (Yu et al, 2015)。由此表明，相对而言，化学计量内稳性高的植物物种对水分变化的敏感性较低。我们前期对云南哀牢山地区森林附生苔藓的研究发现：附生苔藓对 N 沉降、空气湿度变化非常敏感，这主要与附生苔藓无根系、不从土壤吸收养分，其生命过程所需养分和水分来自于大气，因此附生苔藓可作为检测环境变化的指示生物 (Song et al, 2012a, 2012b)。此外，我们对兼性附生植物大果假瘤蕨的研究表明：树附生与地生植株的形态和生理性状均发生了显著的可塑性变化，附生植株功能性状的可塑性变化有利于缓解水分亏缺的负面作用，而地生植株的性状则表现为降低林下低光胁迫的消极影响(Lu et al, 2015)。因此，我们推测附生植物的化学计量内稳性可能较低、群落结构稳定性可能较弱。目前我们正在开展相关的实验研究，深入探讨在不受土壤基质养分影响下森林附生植物的生态化学计量学特征。

内稳性高的物种具有更高的稳定性和优势度，且可能提高生态系统的抵抗力稳定性，而内稳性低的物种会影响生态系统保持其稳定性的能力。Li et al (2016)的研究表明，草原优势物种的内稳性较高，在维持草原生态系统稳定性方面具有重要作用，而且退化草原土壤的 C、N、P 含量明显降低。在草原生态系统中，H_N 高的物种比 H_N 低的物种具有更高的稳定性和多度，H_N 可能可以预测物种多度和稳定性，以及植物物种和生态系统将如何响应全球变化引起的资源可利用性的改变 (Yu et al, 2015)，但这种预测是否能扩展到其它生活型或生态系统如沙漠、森林、湿地生态系统等，仍需做进一步的研究探索。

4.植物生态化学计量内稳性的影响因素

由于内稳性是植物在进化过程中对环境的长期适应而形成的 (Elser et al, 2010)，目前对

植物内稳性影响因素的研究主要集中在植物的内在因素，而关于全球气候变化（例如：气候变暖、CO_2浓度升高、N、P沉降等），人为干扰（例如：施肥、放牧、土地利用方式变化、火灾等)等外界因素对植物内稳性的影响的研究较为少见。已有的研究结果表明：全球变化以及人为活动干扰通过改变土壤中N、P元素的含量而导致物种的优势度改变，从而影响群落以及生态系统的结构和生产力（Güsewell, 2004)。而外界环境因素的变化是否会引起植物内稳性的改变尚无相关的报道，还需加强此方面的研究。

植物群落中养分元素的含量随不同演替阶段而发生变化。Yan et al (2015)通过对亚热带森林演替过程中先锋种马尾松的研究发现：在演替初期，土壤中的N元素含量较低，H_N较高的马尾松更能适应环境而成为优势种；随着森林生态系统的演替，土壤中的N含量增高，喜N的阔叶物种将大量的N、P吸收并积累在其体内，造成土壤中P元素尤其是有效P的含量明显减少，P内稳性较低的马尾松的优势度降低。Yu et al (2011)在内蒙古草原为期两年的野外施肥实验结果表明：尽管2006年和2007年的降雨量具有明显差异（304、240 mm)，但羊草、糙隐子草、灰绿藜三种植物在这两年期间的内稳性均没有产生显著的变化，其差异水平未达到显著水平（P=0.97)。Yu et al (2015)对美国草原生态系统的研究发现，在N添加和改变水分可利用量的条件下，物种间的稳定性关系并未改变。因此，我们可以推测植物的内稳性是植物的基本属性，尤其是对内稳性高的物种而言，受降水、N沉降等外界环境因素变化的影响可能较小。

5. 研究展望

以“化学计量内稳性”为关键词在中国知网、Web of Science等网站搜索相关的文献或资料，并对其进行学术关注度分析比较，结果表明：国际上对化学计量内稳性的研究起步较早，但主要集中在动物研究，对植物的研究较少，植物内稳性相关文章较为少见；虽然我国植物化学计量内稳性的关注度自2014年呈缓慢上升的趋势，但到现在为止发表的相关论文数量仍不多。目前我国对植物生态化学计量内稳性研究的关注度不是很高，研究成果较少。

植物的内稳性与其对环境的适应策略以及群落组成、结构和生态系统的稳定性以及生产力息息相关（Yu et al, 2010)。植物是构成陆地生态系统的主体，为生态系统中各级消费者直接或间接地提供能量，是生态系统物质循环和能量流动的重要环节。由人类活动干扰导致的全球气候、环境变化、N沉降等显著影响植物的生长发育、物种组成、物种多样性与分布、生产力，引起植物群落组成与结构的改变，从而导致生态系统的变动加剧（Elser et al, 2010)。生态化学计量内稳性从养分元素的角度研究植物的稳定性，以及它们与群落结构、生态系统功能与稳定性和生产力的关系，以及植物的内稳性特征对N沉降的响应，为生态学研究提供了新的切入点。因此，加强对植物化学计量内稳性的研究至关重要。基于我国植物生态化学计量内稳性的研究现状，在未来的研究中建议对以下几个方面进行深入的研究探讨：

(1)植物的化学计量内稳性特征与生态系统结构的稳定性以及生态系统生产力的关系。植物的C、N、P元素含量以及N：P的生态化学计量特征和环境中元素含量对植物生长发育的影响已被广泛研究（Wright et al, 2004; Han et al, 2005)，但目前对植物化学计量内稳性的研究较少，且已有的研究还停留在物种水平，对植物内稳性与群落、生态系统的关系的研究则更为少见。有学者认为：植物化学计量内稳性的强弱与植物的优势度正相关，植物的内稳性可能会影响生态系统的结构以及生产力（Yu et al, 2010)。而Dijkstra et al (2012)对美国半干旱草原三个优势种的研究发现，其中一个优势种的N：P变异幅度很大，内稳性较弱，这与Yu et al (2010)对内蒙古草原的研究结果相反。而目前国内关于植物的内稳性对植物的生长发育以及生态系统结构的影响的研究主要集中于内蒙古草原生态系统，而对其它生态系统的研究鲜有报道。因此，应加强对不同类型生态系统和在更大地理尺度上来研究探讨植物化学计量内稳性特征及其变化规律，来验证植物生态化学计量内稳性理论是否具有普适性。

(2)植物化学计量内稳性的生理生态学意义。植物的化学计量内稳性与植物的适应性以及生态策略密切相关 (Güsewell, 2005; Frost et al, 2005; Yu et al, 2010)。内稳性较强的植物的养分利用方式较为保守，在贫瘠的环境中也能维持机体的缓慢生长；而内稳性指数较低的植物的适应性更强。内稳性强的植物适应于稳定的环境，而内稳性指数较低的植物在多变的环境中更有优势 (Persson et al, 2010)。但有关植物的内稳性强弱及其在环境变化的响应机制与生态适应策略方面还缺乏深入研究。因此，需要进一步加强植物生态化学计量内稳性的生理生态学研究。

(3)植物化学计量内稳性与生长速率的关系。许多学者研究发现，在相对受限的生化分配条件下，藻类为了满足自身的快速生长可能会将其 N：P 限制在一个狭窄的范围内，藻类的生态化学计量的内稳性可能与生长速率具有一定的内在关联 (Elrifi & Turpin 1985；Shafik et al, 1997; Persson et al, 2010)。目前对维管植物的研究发现，在物种水平上，生长速率变化较大的物种，其 N：C，P：C 和 N：P 比的变化范围也较大；而生长速率变化较小的物种，其 C：N：P 比的变化范围也较小，两者之间可能存在正相关的关系 (Yu et al, 2010; Yu et al, 2012)。但目前我国对植物生态化学计量内稳性高低与生长速率的关系的研究较少，研究成果匮乏。因此，在未来的研究中，需加强植物生态化学计量内稳性和生长速率之间关系的研究。

(4)特殊生物类群如森林附生植物的化学计量内稳性特征。目前，关于生态化学内稳性研究主要集中于海洋生物、陆地植物和部分湿地植物。林冠附生植物是山地森林生态系统中一类重要而特殊的植物类群，相对于陆生植物而言，附生植物没有与土壤直接相连的根系，不从土壤中吸收无机养分，其生命过程中所需的养分、水分主要来源于大气。以往基于陆生植物获得的有关生态化学计量学特征研究的相关结果和理论，是否适用于附生植物？在附生植物生态化学计量内稳性指数 *H* 的测算中，其生长基质如何确定？如何评判其内稳性强弱，目前尚无相关的研究报道。此外，附生植物的生态化学计量内稳性特征与林冠附生生物亚系统，乃至整个生态系统的结构、功能和稳定性之间的关系等都是植物生态化学计量学需要研究探讨的新问题，在研究对象、研究方法等方面面临新的挑战！值得加强此方面的研究，进一步丰富植物生态化学计量内稳性研究的理论和方法。

参考文献

BAI YF, WU JG, CLARK CM, et al, 2010. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands [J]. Globa Change Biol, 16 (1): 358-372.

CHAPIN FS, 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use [M] // Response of Plants to Multiple Stresses.

CHEN NS, ZHANG QF, CHEN T, et al, 2016. Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in *Dicranopreris dichotoma* during ecosystem restoration of eroded red-soil [J]. For Res, 29 (5):735-742. [陈奶寿, 张秋芳, 陈坦, 等, 2016. 退化红壤恢复过程中芒萁的 N、P 化学计量特征 [J]. 林业科学研究, 29 (5):735-742.]

CROSS, WF, BENSTEAD JP, FROST PC et al, 2005. Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: recent progress and perspectives [J]. Freshwater Biol, 50: 1895-1912.

DEMARS BOL, EDWARDS AC, 2007. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply [J]. Freshwater Biol, 52:2073-2086.

DEMOTT WR, PAPE BJ, 2005. Stoichiometry in an ecological context: testing for links between Daphnia P-content, growth rate and habitat preference [J]. Oecologia, 142:20-27.

DIJKSTRA FA, PENDALL E, MORGAN JA, et al, 2012. Climate change alters stoichiometry of phosphorus and

nitrogen in a semiarid grassland [J]. New Phytol, 196:807-815.

ELRIFI IR, TURPIN DH, 1985. Steady-state luxury consumption and the concept of optimum nutrient ratios: a study with phosphate and nitrate limited *Selenastrum minutum* (Chlorophyta) [J]. J Phycol, 21:592-602.

ELSER JJ, ANDERSEN T, BARON JS, et al, 2009. Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition [J]. Science, 326:835-837.

ELSER JJ, FAGAN WF, KERHOFFA J, et al, 2010. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change [J]. New Phytol, 186:593-608.

ELSER JJ, STERNER RW, GOROKHOVA E, et al, 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. Ecol Lett, 3 (6): 540-550.

FEIJOO C, LEGGIERI L, OCON C, et al, 2014. Stoichiometric homeostasis in the food web of a chronically nutrient-rich stream [J]. Freshwater Sci, 33 (3):820-831.

FROST PC, EVANS-WHITE MA, FINKEL ZV, et al, 2005. Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world [J]. Oikos, 109: 18-28.

GARRISH V, CERNUSAK LA, WINTER K, et al, 2010. Nitrogen to phosphorus ratio of plant biomass versus soil solution in a tropical pioneer tree, *Ficus insipida* [J]. J Exp Bot, 61:3735-3748.

GIORDANO M, 2013. Homeostasis: an underestimated focal point of ecology and evolution [J]. Plant Sci, 211 (211):92-101.

GU Q, ZAMIN TJ, GROGAN P, 2017. Stoichiometric Homeostasis: A Test to Predict Tundra Vascular Plant Species and Community-level Responses to Climate Change [J]. Arct Sci, 1-14.

GUO Y, YANG X, SCHOB C, et al, 2017. Legume Shrubs Are More Nitrogen-Homeostatic than Non-legume Shrubs [J]. Front Plant Sci, 8:1662.

GUSEWELL S, 2004. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. New Phytol, 164 (2):243-266.

GUSEWELL S, 2005. Responses of wetland graminoids to the relative supply of nitrogen and phosphorus[J]. Plant Ecol, 176:35-55.

GROSSMAN A, TAKAHASHI H, 2001. Micronutrient utilization by photosynthetic eukaryotes and the fabric of interactions [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 52 (52):163-210.

HAN WX, FANG JY, GUO DL, et al, 2005. Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across 753 Terrestrial Plant Species in China [J]. New Phytol, 168:377-85.

HAN WX, FANG JY, REICH PB, et al, 2011. Biogeography and variability of eleven mineral elementsin plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China [J]. Ecol Lett, 14 (8):788-796.

HE JS, HAN XG, 2010. Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems [J]. Chin J Plant Ecol, 34 (1):2-6. [贺金生, 韩兴国, 2010. 生态化学计量学：探索从个体到生态系统的统一化理论 [J]. 植物生态学报, 34 (1):2-6.]

HESSON DO, AGREN GI, ANDERSON TR, et al, 2004. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry [J]. Ecology, 85 (5):1179-1192.

HOOD JM, STERNER R, 2010. Diet mixing: do animals integrate growth or resources across temporal heterogeneity? [J]. Am Nat, 176 (5):651-663.

JEYASINGH PD，WEIDER LJ，STERNER RW, 2009. Genetically-based trade-offs in response to stoichiometric food quality influence competition in a keystone aquatic herbivore. Ecol Lett, 12(11): 1229-1237.

JIANG LL, HE S, WU LF, et al, 2014. Characteristics of stoichiometric homeostasis of three plant species in wetlands in Minjiang Estuary [J]. Wetl Sci, 12 (3):293-298. [蒋利玲, 何诗, 吴丽凤, 等, 2014. 闽江河口湿地 3 种植物化学计量内稳性特征 [J]. 湿地科学, 12 (3):293-298.]

JIANG LL, ZENG CS, SHAO JJ, et al, 2017. Plant nutrient dynamics and stoichiometric homeostasis of invasive

species *Spartina alterniflora* and native *Cyperus malaccensis* var. brevifolius in the Minjiang River estuarine wetlands [J]. Chin J Plant Ecol, 41 (4):450-460. [蒋利玲，曾从盛，邵钧炯，等, 2017. 闽江河口入侵种互花米草和本地种短叶茳芏的养分动态及植物化学计量内稳性特征 [J].植物生态学报, 41 (4):450-460.]

KARIMI R, FOLT CL, 2006. Beyond macronutrients: element variability and multielement stoichiometry in freshwater invertebrates [J]. Ecol Lett, 9 (12):1273-1283.

KOOIJMAN SALM, 1995. The stoichiometry of animal energetics [J]. J Theor Biol, 177, 139-149.

LI YF, LI QY, GUO DY, et al, 2016. Ecological stoichiometry homeostasis of *Leymus chinensis*, in degraded grassland in western Jilin Province, NE China [J]. Ecol Eng, 90:387-391.

LIMPENS J，BERENDSE F, 2003. Growth reduction of *Sphagnum magellanicum* subjected to high nitrogen deposition: the role of amino acid nitrogen concentration [J]. Oecologia, 135 (3):339-345.

LOLODZE I, KUANG Y, ELSER JJ, 2000. Stoichiometry in producer-grazer systems: linking energy flow with element cycling [J]. Bull Math Biol, 62:1137-62.

LU HZ, LIU WY, YU FH, et al, 2015. Higher clonal integration in the facultative epiphytic fern *Selliguea griffithiana* growing in the forest canopy compared with the forest understorey [J]. Ann Bot, 116 (1):113-122.

LUO Y, 2017. Charateristics of ecological stoichiometry of oasis farmland ecosystem in the northern margin of Tarim Basin [D]. Urumchi:Xinjiang University:1-65. [罗艳, 2017. 塔里木盆地北缘绿洲农田生态系统生态化学计量特征 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学: 1-65.]

MARSCHNER P, 2012. Marschner's mineral nutrition of higher plants (third edition) [M]. Academic Press, 48 (2) :305.

MINDEN V, KLEYER M, 2014. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry [J]. Plant Biol, 16: 897-907.

NIU DC, DONG XY, FU H, 2011. Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana* [J]. Pratac Sci, 28 (6):915-920. [牛得草，董晓玉，傅华, 2011. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征 [J].草业科学, 28 (6):915-920.]

PENG HY, CHEN YH, YAN ZB, et al, 2016. Stage-dependent stoichiometric homeostasis and responses of nutrient resorption in *Amaranthus mangostanus* to nitrogen and phosphorus addition [J]. Sci Rep, 6:37219.

PERSSON J, FINK P, GOTO A, 2010. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs [J]. Oikos, 119:741-751.

PLENET D, ETCHEBEST S, MOLLIER A, et al, 2000. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. I. Leaf growth [J]. Plant Soil, 223 (1-2):119-132.

RHEE GY, 1978. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake [J]. Limnol Oce, 23 (1):10-25.

RYSER P, LAMERS H, 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply [J]. Plant Soil 170: 251-265.

SHAFIK HM, HERODEK S, PRESING M, et al, 1997. Growth of *Cyclotella meneghiniana* Kutz. II. Growth and cell composition under different growth rates with different limiting nutrient [J]. Ann Limnol Int J Limnol, 33:223-233.

SISTLA SA, APPLING AP, LEWANDOWSKA AM, et al, 2015. Stoichiometric flexibility in response to fertilization along gradients of environmental and organismal nutrient richness [J]. Oikos, 124 (7):949-959.

SHI XM, QI JH, SONG L, et al, 2015. C, N and P stoichiometry of two dominant seedlings and their responses to nitrogen additions in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan [J]. Chin J Plant Ecol, 39 (10) :962-970. [石贤萌，杞金华，宋亮，等, 2015. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种优势幼苗C、N、P 化学计量特征及其对 N 沉降增加的响应 [J]. 植物生态学报, 39 (10):962-970.]

SCHREEG LA, SANTIAGO LS, WRIGHT SJ, et al, 2014. Stem, root, and older leaf N : P ratios are more

responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage [J]. Ecology, 95: 2062-2068.

SONG L, LIU WY, NADKARNI NM, 2012a. Response of non-vascular epiphytes to simulated climate change in a montane moist evergreen broad-leaved forest in southwest China [J]. Biol Conserv, 152(8):127-135.

SONG L, LIU WY, MA WZ, et al, 2012b. Response of epiphytic bryophytes to simulated N deposition in a subtropical montane cloud forest in southwestern China [J]. Oecologia, 170(3):847-856.

STERNER RW, ELSER JJ, 2002. Ecological stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere [M]// Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. 225-226.

STERNER RW, HESSEN DO, 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores [J]. Annu Rev Ecol Evol S, 25:1-29.

SU Q, 2012. The framework of stoichiometry homeostasis in zooplankton elemental composition [J]. Acta Ecol Sin, 32 (22), 7213–7219. [苏强，2012. 浮游动物化学计量学稳态性特征研究进展 [J]. 生态学报，32 (22):7213-7219.]

TANG KW, DAM HG, 1999. Limitation of zooplankton production:beyond stoichiometry [J]. Oikos, 84:537-542.

TAO W, WU JW, LIU CF, et al, 2017. Response of stoichiometric homeostasis and allometric scaling in halophyte *Suaeda heteroptera* Kitag. to simulated nitrogen and phosphorus deposition [J]. J Hydroecol, 38 (04) :1674-3075. [陶韦，武嘉文，刘长发，等，2017. 翅碱蓬生态化学计量内稳性对模拟氮磷沉降的响应 [J]. 水生态学杂志, 38 (04):1674-3075.]

TSOI WY, HADWEN WL, FELLOWS CS, 2011. Spatial and temporal variation in the ecological stoichiometry of aquatic organisms in an urban catchment [J]. J N Amer Benthol Soc 30:533-545.

WANG M, LARMOLA T, MURPHY MT, et al, 2016. Stoichiometric response of shrubs and mosses to long-term nutrient (N, P and K) addition in an ombrotrophic peatland [J]. Plant Soil, 400 (1-2) :1-14.

WANG SQ, YU GR, 2008. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. Acta Ecol Sin, 28 (8):3937-3947. [王绍强，于贵瑞, 2008. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征 [J]. 生态学报, 28 (8):3937-3947.]

WILLIAMS RJP，DASILVA JJRF, 1996. The natural selection of the chemical elements: the environment and life's chemistry [M]. Oxford: Clarendon Press.

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al, 2004. World-wide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428:821-827.

XING W, SHI Q, LIU H, et al, 2016. Growth rate, protein: RNA ratio and stoichiometric homeostasis of submerged macrophytes under eutrophication stress [J]. Knowledge Manag Aquat Ecosyst, 7 (417).

XING W, WU H, SHI Q, et al, 2015. Multielement stoichiometry of submerged macrophytes across Yunnan plateau lakes (China) [J]. Sci Rep, 5:10186.

YAN JH, LI K, PENG XJ, et al, 2015. The mechanism for exclusion of *Pinus massoniana* during the succession in subtropical forest ecosystems: light competition or stoichiometric homoeostasis? [J]. Sci Rep, 5:10994.

YAN ZB, GUAN HY, HAN WX, et al, 2016. Reproductive organ and young tissues show constrained elemental composition in Arabidopsis thaliana [J]. Ann Bot, 117 (3):431.

YAN ZB, JIN NY, HAN TS, et al, 2013. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of Arabidopsis thaliana [J]. Chin J Plant Ecol, 37 (6):551-557. [严正兵，金南瑛，韩廷申，等，2013. 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响 [J]. 植物生态学报，37 (6):551-557.]

YANG M, WANG CQ, YUAN DG, et al, 2015. C, N, P stoichiometry traits of different flue-cured tobacco organs at different growth stages[J]. Chin J Eco-Agric, 23 (6):686-693. [杨梅，王昌全，袁大刚，等, 2015. 不同生长期烤烟各器官 C、N、P 生态化学计量学特征[J]. 中国生态农业学报, 23 (6):686-693.]

Yu Q, Chen Q S, Elser JJ, et al, 2010. Linking stoichiometric homoeostasis with ecosystem structure, functioning

and stability [J]. Ecol Lett, 13:1390-1399.

YU Q, ELSER JJ, HE NP, et al, 2011. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland [J]. Oecologia, 166:1-10．

YU Q, WU H, HE NP, et al, 2012. Testing the growth rate hypothesis in vascular plants with above- and below-ground biomass [J]. PLoS ONE, 7: e32162.

YU Q, WILCOX K, LA PK, et al, 2015. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change [J]. Ecology, 96 (9):2328-2335.

ZENG DH, CHEN GS, 2005. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems [J]. Chin J Plant Ecol, 29 (6):1007-1019. [曾德慧，陈广生，2005. 生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索 [J]. 植物生态学报, 29 (06):1007-1019.]

ZENG DP, JIANG LL, ZENG CS, et al, 2013. Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications [J]. Acta Ecol Sin, 33 (18):5484-5492. [曾冬萍，蒋利玲，曾从盛，等, 2013. 生态化学计量学特征及其应用研究进展 [J]. 生态学报, 33 (18) :5484-5492．]

ZHANG K, SU YZ, WANG T, et al, 2017. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of threedesert plants in the same habitat [J]. J Xuchang Uni, (5):116-121. [张珂，苏永中，王婷，等， 2017. 同一生境下三种荒漠植物叶片及土壤氮、磷化学计量特征研究 [J]. 许昌学院学报, (5):116-121.]

ZHANG LX, BAI YF, HAN XG, 2003. Application of N:P stoichiometry to ecology studies [J]. Acta Bot Sin, 45 (9):1009-1018.

ZHANG RY, SHI XM, LI WJ, et al, 2015. Response of species homeostasis and biomass on a sub-alpine grassland [J]. Pratac Sci, 32 (10):1539-1547. [张仁懿，史小明，李文金，等, 2015. 亚高寒草甸物种内稳性与生物量变化模式 [J]. 草业科学, 32 (10):1539-1547.]

ZHAO J, ZHANG RP, LI XE, et al, 2011. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Potentilla fruticosa* L.affected by internal and external factors in the subalpine in Gannan [J]. J Lanzhou Univ, 47 (2):88-92. [赵君，张仁彭，李新娥，等，2011.甘南亚高寒草甸金露梅叶片氮磷化学计量学动态 [J]. 兰州大学学报，47 (2):88-92.]